DOI: 10.5846/stxb201701180152
杨喜书,章群,薛丹,吕金磊,黄镇宇,卢丽锋.中国近海细鳞鯻线粒体控制区的遗传多样性.生态学报,2018,38(5):1852-1859.
Yang X S, Zhang Q, Xue D, Lü J L, Huang Z Y, Lu L F.Genetic analysis of *Terapon jarbua* in coastal waters of China by using mitochondrial DNA control region sequencing.Acta Ecologica Sinica,2018,38(5):1852-1859.

中国近海细鳞鯻线粒体控制区的遗传多样性

杨喜书,章 群*,薛 丹,吕金磊,黄镇宇,卢丽锋
暨南大学生态学系, 热带亚热带水生态工程教育部工程研究中心, 广州 510632

摘要:通过线粒体控制区序列的分析,研究采自中国南海及东海 5 个群体 102 尾细鳞鯻的遗传多样性。发现在 962 bp 序列中有 205 个变异位点,其中 135 个为简约信息位点,共定义 102 个单倍型。中国近海细鳞鯻总体呈现出较高的遗传多样性特征(Hd=1.000, Pi=0.022),其中博鳌最高(Hd=1.000, Pi=0.028),平潭最低(Hd=1.000, Pi=0.014)。不同地理群体间无明显分化,基因交流频繁(Fst = −0.014—0.041, P >0.05);中性检验均为显著负值,推测在 16.9 万年—5.06 万年前,即中-晚更新世出现种群扩张。系统邻接树和单倍型网络图均出现 3 个显著分化的谱系(谱系间 Fst =0.508—0.698, P <0.001;净遗传距离 Da=0.024—0.031),且各谱系中均有不同地理来源的群体。3 个谱系间分歧时间大约在 1.07 百万年—0.24 百万年前,推测可能是更新世冰期边缘海的出现导致群体隔离而产生分化。谱系 A (Lineage A)包含 85.3%的个体,其总体遗传多样性较高(Hd=1.000, Pi=0.012),其中平潭最高(Hd=1.000, Pi=0.014),合浦最低(Hd=1.000, Pi=0.010);群体间 Fst 在−0.021—0.068 之间,P >0.005;AMOVA 分析显示只有 1.97%的变异来自于种群间,表明群体间也无明显分化;中性检验均为显著负值,推测在 25.4 万年—7.6 万年前出现种群扩张。中国近海细鳞鯻主要受到中-晚更新世海侵和海退的影响而出现种群扩张使得谱系间发生二次接触,最终形成具有显著谱系结构但无地理分化的情况。

关键词:细鳞鯻;线粒体控制区;遗传变异;种群结构

Genetic analysis of *Terapon jarbua* in coastal waters of China by using mitochondrial DNA control region sequencing

YANG Xishu, ZHANG Qun*, XUE Dan, LÜ Jinlei, HUANG Zhenyu, LU Lifeng
Institute of Hydrobiology, Jinan University, Engineering Research Center of Tropical and Subtropical Aquatic Ecological Engineering, Ministry of Education, Guangzhou 510632, *China*

Abstract: *Terapon jarbua* is a commercially important coastal water fish widely distributed across the Indo-West pacific region. To assess the genetic diversity and population structure of this species in the coastal waters of China, sequence variation in 962 base pairs of the mitochondrial DNA control region (CR) of 102 individuals from five populations were analyzed. In total, 205 polymorphic sites defined 102 haplotypes. High levels of genetic diversity (total nucleotide diversity Pi was 0.022 ± 0.002, ranged from 0.014 in Pingtan to 0.028 in Boao) and no significant genetic differentiation (Fst = −0.014—0.041, P >0.005) were observed. The significantly negative value of $Fu's\ Fs$ (−23.961, P <0.001) suggested a *T. jarbua* population expansion of approximately 0.169—0.051 Ma BP in the coastal waters of China. The neighbor-joining tree and haplotype network revealed the existence of three monophyletic matrilineal lineages, with an inter-lineage genetic distance (range: 0. 024—0. 031) considerably greater than that within lineages. Moreover, a remarkable genetic differentiation was observed among lineages (Fst = 0.508—0.698, P <0.001), the deduced divergence time among the three lineages was 1.07—0.24 Ma BP, which might have been caused by the historical isolation of sea basins in the glacial

基金项目:国家自然科学基金项目(41071034);中央高校基本科研业务费专项资金项目(21613105)
收稿日期:2017-01-18; **网络出版日期:**2017-11-21

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: tqzhang@ jnu.edu.cn

period of Pleistocene epoch. However, no such geographic structure was found, as the three lineages were composed of individuals from different localities. Lineage A comprised 85.3% of samples and showed a high level of genetic diversity (total nucleotide diversity was 0.012 ± 0.001, ranged from 0.010 ± 0.001 in Hepu to 0.014 ± 0.001 in Pingtan). Pairwise *Fst* ranged from −0.022—0.068 ($P > 0.005$), and analysis of molecular variance showed only 1.97% variation among populations, indicated that genetic differentiation in Lineage A was not significant. Values of neutrality tests (*Tajimas' D* and *Fu's Fs*) of Lineage A were significantly negative ($P < 0.001$), and deduced population expansion time was approximately 0.254—0.076 Ma BP. The fluctuating sea levels and temperature during the period of mid-late Pleistocene might have caused divergence among these three lineages, and the secondary contact would have likely contributed to genetic homogeneity among different localities, resulted in a significant lineage structure but no geographical differentiation.

Key Words: *Terapon jarbua*; mtDNA control region; genetic variation; population structure

细鳞鯻(*Terapon jarbua*)隶属鲈形目(Perciformes)鯻科(Teraponidae)鯻属,是广泛分布于印度-西太平洋海域的沿岸性浅海鱼类;中国产于东海、南海及台湾海峡[1]。细鳞鯻易于海钓和捕捞,年产量较高;肉质细腻、营养丰富,是我国重要经济鱼类[2-3]。近些年由于过度捕捞、生境退化等因素的影响,野生细鳞鯻种群数量严重下降。遗传多样性是物种对环境适应能力和进化潜力的反映,同时也是制定物种保护和种质资源开发利用的基础[4]。目前国内外对于细鳞鯻的研究多集中于生理生态、毒理及系统发育等领域[5-7];关于细鳞鯻的分子遗传研究,国外 Lavergne 等[8]曾用线粒体 COI 基因对印度洋亚丁湾种群结构进行过简单分析,国内 Liu 等人[9]利用线粒体 COI 探讨了台湾海域细鳞鯻种群遗传多样性情况;而对中国沿海细鳞鯻种群遗传多样性和遗传结构的研究未见报道,因此仅靠国内和国外有限的资料并不足以反映中国沿海细鳞鯻遗传分化的全貌。

线粒体 DNA(mitochondrial DNA, mtDNA)具有结构简单、遵循母系遗传、进化速度快等特点,是动物种群遗传和分子系统学研究的理想分子标记。mtDNA 内不同区域的进化速率不同;其中,细胞色素 C 氧化酶 I 基因(COI)为蛋白质编码基因,因进化速率适中、较为保守等特点常用作 DNA 条形码进行物种鉴定[10];而线粒体控制区(control region, CR)为非编码区,以其变异位点多、进化速率最快常用于分析鱼类的种内遗传分化情况[11-13]。为此本研究以线粒体控制区作为分子标记测定中国沿海 5 地点 102 尾细鳞鯻,旨在了解中国沿海细鳞鯻的遗传多样性、遗传结构和种群历史动态,为其种质资源的保护和开发利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

样本为 2011 年—2015 年采自中国沿海福建平潭 16 尾(Pingtan,编号为 PT1—16),广东硇洲岛 22 尾(Naozhou Island,编号为 NZ1—22),广东乌石镇 25 尾(Wushi,编号为 WS1—25),广西合浦 17 尾(Hepu,编号为 HP1—17),海南博鳌 22 尾(Boao,编号为 BA1—22),共计 5 个地点 102 尾。样本均从近海作业的渔船上直接购买的野生鱼类,采集后置于 95%乙醇中固定保存。具体采样点见图 1。

1.2 基因组 DNA 的提取

取鱼背肌肉约 100mg,晾干后采用高盐法[15]提取基因组 DNA。PCR 引物为本实验室自行设计:CrF:5′-YHCRCCAYYRRYYCCCAAAGCT-3′, CrR:5′-TYTCACRGGGRYGCGGATACTTGC -3′。进行 PCR 扩增后,将经 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测条带清晰的 PCR 产物送至北京六合华大基因有限公司切胶纯化,在 ABI3730DNA 自动测序仪上测序。

1.3 数据处理

在 MEGA 6.0[16]中人工校对序列,计算碱基组成、变异位点、转换与颠转比、群体内与群体间遗传距离,构

建系统邻接树。通过 DnaSP 5.0[17] 计算单倍型数、核苷酸多样性（*Pi*）、单倍型多样性（*Hd*）、遗传分化系数（*Fst*）和基因流（*Nm*）值。通过 TCS[18] 构建单倍型网络图。根据 Arlequin[19] 进行分子变异分析（AMOVA）、*Tajima's D* 和 *Fu's Fs* 中性检验，以及核苷酸不配对分析，获得 τ 值。利用公式 $\tau = 2ut$ 和 $T = t \times$（代时），估算出扩张时间；其中 τ 为扩张时间参数；$u = \mu k$，μ 为线粒体控制区的变异速率，k 表示序列长度；t 表示自扩张以来所经历的代数；T 值即为最终所求的扩张时间，代时为该物种的生殖周期[20]。

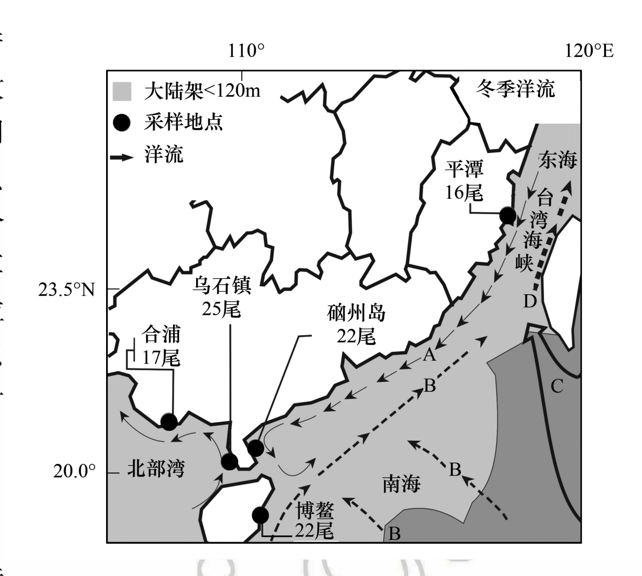


图 1 细鳞鯻采样点及海洋洋流（冬季）示意图（仿自孙湘平[14]）

Fig. 1 Map of sample localities of *Terapon jarbua* and the currents in winter (modified from Sun Xiangping [14])

A：中国沿岸流 the coastal current of China；B：南海暖流 Nanhai warm current；C：黑潮 Kuroshio current；D：台湾海峡暖流 The Taiwan Strait warm current，TSWC

2 结果与分析

2.1 细鳞鯻线粒体控制区序列的遗传多样性和遗传分化

经人工校对后获得 102 个体 962bp 的部分线粒体控制区序列，其中 A、T、C、G 的含量分别为 32.5%、31.1%、22.6%和 13.8%，A+T 含量（63.6%）明显高于 C+G 含量（36.4%）。转换/颠换比为 9.14。共检测到 205 个变异位点，135 个简约信息位点，定义 102 个单倍型（编号 H1—H102），总体单倍型多样性（haplotype diversity，*Hd*）为 1.000，核苷酸多样性（nucleotide diversity，*Pi*）为 0.022。另外，5 个群体的 *Hd* 均为 1.000；*Pi* 为 0.014—0.028，详见表 1。各地理群体内和群体间平均遗传距离范围在 0.015—0.029 之间（表 2）。群体间遗传分化系数（*Fst*）在-0.014—0.041 之间（$P > 0.005$），表明群体间无明显遗传分化，基因交流频繁[21-22]。

表 1 细鳞鯻采样数量及遗传多样性情况

Table 1 Sample sizes and genetic diversity of *T. jarbua*

群体 Population	数量 Number	变异位点数 Variable sites	单倍型数 Number of haplotype	单倍型多样性 Haplotype diversity, *Hd*	核苷酸多样性 Nucleotide diversity, *Pi*
平潭 Pingtan, PT	16	64	16	1.000 ± 0.022	0.014 ± 0.001
硇洲岛 Naozhou, NZ	22	108	22	1.000 ± 0.014	0.024 ± 0.004
博鳌 Boao, BA	22	123	22	1.000 ± 0.014	0.028 ± 0.004
乌石镇 Wushi, WS	25	96	25	1.000 ± 0.011	0.021 ± 0.003
合浦 Hepu, HP	17	85	17	1.000 ± 0.020	0.015 ± 0.004
总体 Total	102	205	102	1.000 ± 0.001	0.022 ± 0.002

表 2 地理群体内遗传距离（对角线）与群体间遗传距离（对角线下）及群体间遗传分化系数（*Fst*，对角线上）

Table 2 Genetic distances within the populations (along diagonal)**, among the populations** (below diagonal) **and the genetic differentiation index** (*F-statistics*, *Fst*) **among the populations** (above diagonal) **of *T. jarbua***

群体 Population	平潭 PT	合浦 HP	硇洲岛 NZ	乌石镇 WS	博鳌 BA
平潭 PT	0.015	0.040	0.061	0.033	0.041
合浦 HP	0.016	0.015	0.010	-0.004	0.036
硇洲岛 NZ	0.021	0.020	0.025	-0.014	0.005
乌石镇 WS	0.019	0.018	0.023	0.022	-0.001
博鳌 BA	0.023	0.023	0.027	0.025	0.029

*，**，*** 分别表示统计上显著（$P<0.05$）、较显著（$P<0.01$）和极显著（$P<0.001$）

在系统邻接树(图 2)和单倍型网络图(图 3)上都出现 3 个谱系:谱系 A、B 和 C,其中谱系 A(Lineage A)由平潭、硇洲岛、乌石镇、合浦和博鳌 87 个个体组成;谱系 B(Lineage B)由硇洲岛、乌石镇及博鳌 5 个个体组成,谱系 C(Lineage C)由硇洲岛、乌石镇、合浦及博鳌 10 个个体组成,谱系间遗传分化(表 3)极为显著 (Fst = 0.508—0.698, P <0.001),表明具有明显的谱系结构,但没有明显的地理聚群。单倍型网络图为非典型星状,拥有一个中心单倍型(硇洲岛-H25,位于 Lineage A 中)。根据谱系间的净遗传距离 (Da =0.024—0.032),以线粒体控制区变异速率为(3—10)%/百万年[23],估算出谱系的分歧时间大约在 1.07 百万年—0.24 百万年前(即早-中更新世)。

另外,由于 85.3%的单倍型集中分布在 Lineage A 中,因此对 Lineage A 进行遗传多样性及遗传分化分析(表 4)、分子方差分析(表 5),结果显示 Lineage A 中种群间的变异占总变异的 1.97%。另外,Lineage A 中 5 个地理群体之间的遗传分化系数 Fst 在-0.021—0.068 之间 (P >0.005)。由此说明 Lineage A 中的 5 个群体之间基因交流频繁,不存在遗传分化情况,属于一个随机交配群体。

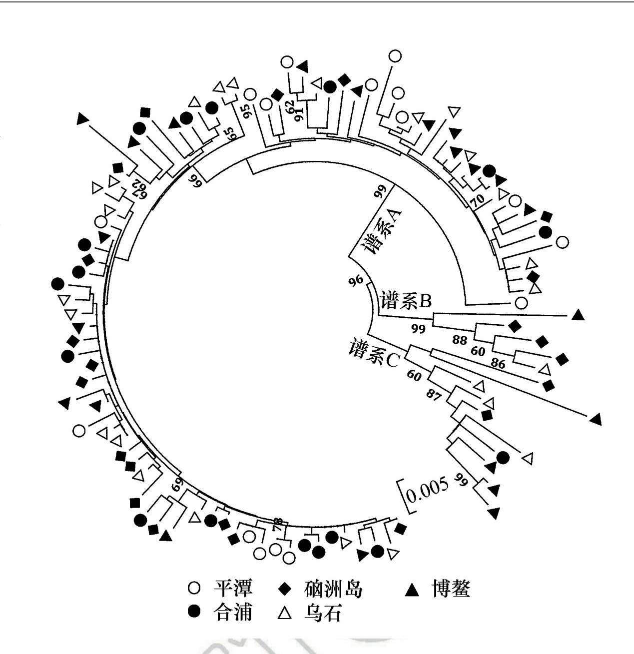


图 2　基于线粒体控制区序列建立的 102 个细鳞鯻单倍型邻接树

Fig.2　NJ trees of 102 haplotypes of *T. Jarbua* based on mtDNA control region sequences

分支上数字为大于 60%的 bootstrap 支持率

表 3　不同分组的遗传分化系数 Fst、遗传距离及分化时间

Table 3　Genetic differentiation index (*F-statistics*, *Fst*), net genetic distance (*Da*) and differentiation time between each Lineage

分组 Group	遗传分化系数 F-statistics, *Fst*	净遗传距离 Net genetic distance, *Da*	分化时间 Differentiation time
Lineage A 和 Lineage B	0.698***	0.031	1.03 百万年—0.31 百万年前
Lineage A 和 Lineage C	0.692***	0.032	1.07 百万年—0.32 百万年前
Lineage B 和 Lineage C	0.508***	0.024	0.8 百万年—0.24 百万年前

表 4　Lineage A 遗传多样性及遗传分化情况

Table 4　Genetic diversity and genetic differentiation of the populations in Lineage A

群体 Population	数目 number	单倍型多样性 Haplotype diversity, *Hd*	核苷酸多样性 Nucleotide diversity, *Pi*	遗传分化系数 (Fixation index, *Fst*) 和基因流值 (gene flow, *Nm*)				
				PT	NZ	BA	WS	HP
平潭 PT	16	1.000 ± 0.022	0.014 ± 0.001	—	6.853	-167.167	14.652	7.697
硇洲岛 NZ	17	1.000 ± 0.020	0.011 ± 0.002	0.068	—	13.068	-500.5	24.31
博鳌 BA	17	1.000 ± 0.020	0.013 ± 0.001	-0.003	0.037	—	62	16.741
乌石镇 WS	21	1.000 ± 0.015	0.012 ± 0.001	0.033	-0.001	0.008	—	-83.833
合浦 HP	16	1.000 ± 0.022	0.010 ± 0.001	0.061	-0.021	0.029	-0.006	—
总计 Total	87	1.000 ± 0.002	0.012 ± 0.001	—	—	—	—	—

对角线下为遗传分化系数 Fst,对角线上方为基因流值 Nm

2.2　中国沿海细鳞鯻的种群历史动态

Lineage A 的核苷酸错配图呈现出一条不完全平滑但只有一个明显顶峰的单峰型曲线(图 4),*Tajima's D* 和 *Fu's Fs* 检验(表 6)均为显著的负值(P <0.01),表明未显著偏离种群扩张模型,种群扩张大约发生在 25.4 万年—7.6 万年前(即中-晚更新世)。而 Lineage B 和 Lineage C 由于数量较少不进行中性检验,两者核苷

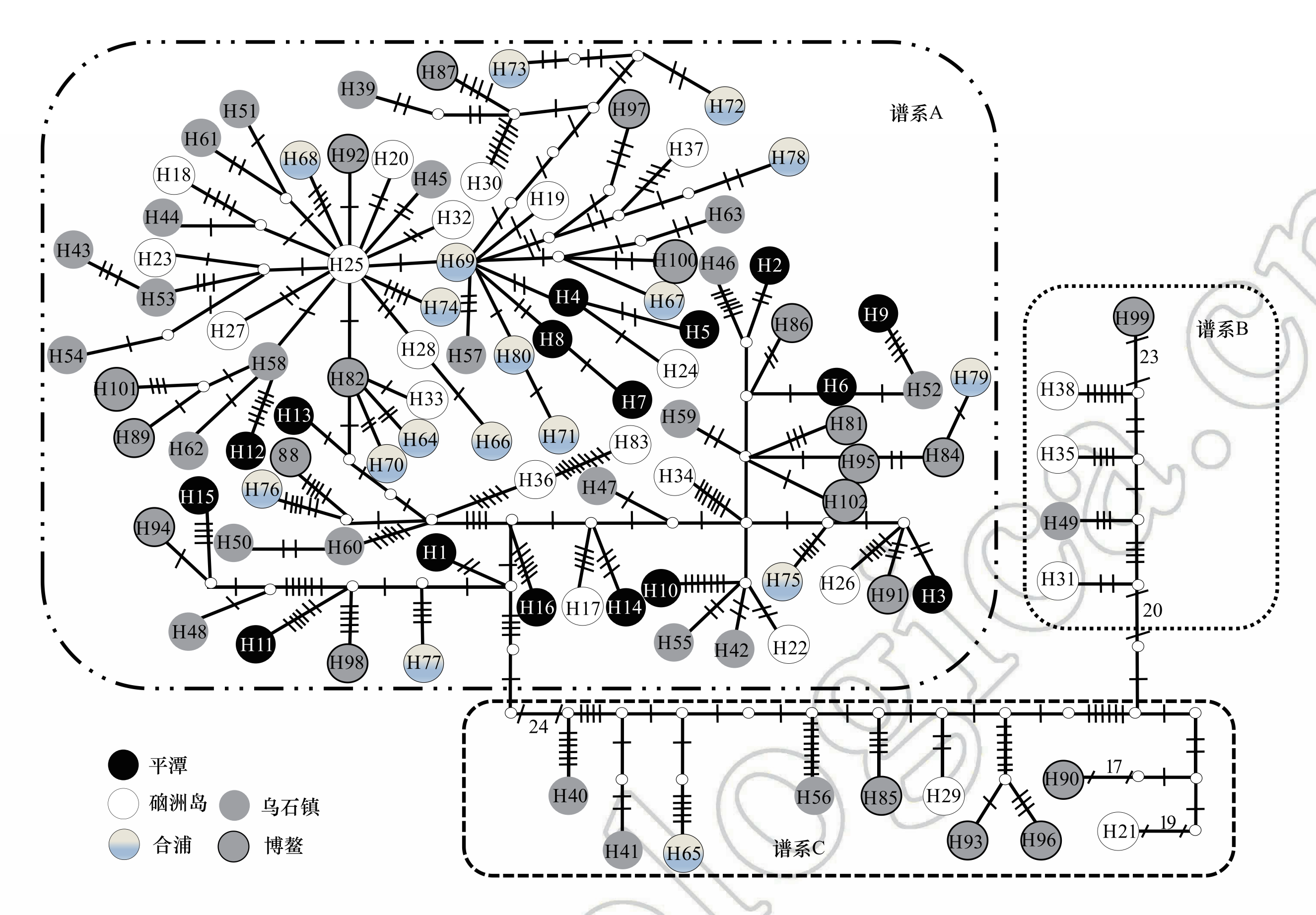


图 3 基于 NetWork 软件构建的细鳞鯻群体单倍型网络图

Fig.3 Parsimony network of haplotypes of *T. jarbua*

图中每个圈代表一个单倍型,圈中编号为单倍型类型(编号 H1—H102);枝上线条(或数字)表示突变步骤

酸错配图均呈非单峰分布(图 4)。中国近海 5 个群体的总体核苷酸错配图呈多峰分布,中性检验 *Fu's Fs* 为显著负值,*Tajima's D* 为非显著负值,离差平方和(sum of squares of deviations, *SSD*)和粗糙指数(Raggedness index, *r*)值均较小且不显著。一般在相同条件下,*Fu's Fs* 检验对群体的近期扩张比较敏感[24],同时结合单倍型网络图,可以认为中国近海细鳞鯻曾出现种群扩张,时间约为 16.9 万年—5.06 万年前(即中-晚更新世)。

表 5 Lineage A 分子方差分析

Table 5 Results of the AMOVA showing various in Lineage A

变异来源 Source of variation	*df*	方差总和 Sum of squares	变异组分 Variance components	变异比例/% Variation
种群间 Among populations	4	31.708	0.118	1.97
种群内 Within populations	82	481.717	5.875	98.03
总计 Total	86	513.425	5.993	

表 6 中国近海细鳞鯻群体的中性检验

Table 6 Neutrality tests and mismatch distribution of *T. jarbua* in coastal waters of China

谱系 Lineage	*Tajima's D* 检验		*Fu's Fs* 检验		扩张时间参数 τ The time of the expansion	离差平方和 SSD Sum of Squares of Deviations	粗糙指数 Raggedness index
	D	*P*	*Fs*	*P*			
谱系 Lineage A	-2.089	0.004	-24.331	0.001	14.640	0.004	0.003
总体 Total	-1.621	0.019	-23.961	0.001	9.744	0.008	0.002

D 和 *Fs* 各为所在检验所得的数值,*P* 为显著性

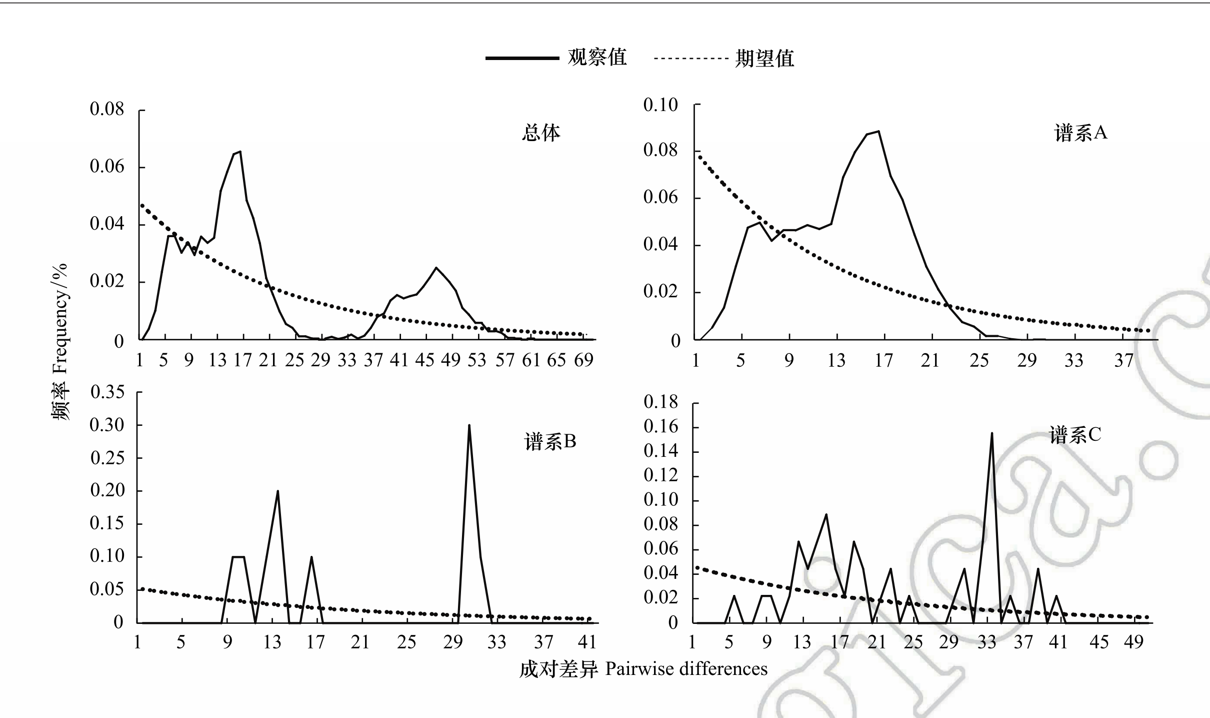


图 4　细鳞鯻各分支核苷酸错配图

Fig.4　Mismatch distribution of *T. jarbua* of each Lineage

3　讨论

3.1　细鳞鯻的遗传多样性

判断一个群体的遗传多样性高低,常用单倍型多样性(*Hd*)和核苷酸多样性(*Pi*)作为评价指标[25]。中国近海细鳞鯻总体呈现出较高的遗传多样性特征(*Hd* =1.000, *Pi* =0.022);高于同海域分布的鱼类花鲈(*Lateolabrax japonicus*)(*Hd* =0.901, *Pi* =0.003)[26]、蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)(*Hd* =0.702, *Pi* =0.0028)[27]和黑鲷(*Acanthopagrus schlegeli*)(*Hd* =0.979, *Pi* =0.009)[28],仅次于真鲷(*Pagrosomus major*)(*Hd* =0.998, *Pi* =0.025)[29]。表明中国近海细鳞鯻的遗传多样性较高,具有一定的开发潜力。本研究 5 个群体中单倍型多样性较高(均为 1.000),与 Liu 研究的台湾海峡细鳞鯻高单倍型多样性相一致[9];但台湾海峡细鳞鯻呈现出低遗传多样性的特征可能与选取的 COI 基因变异较为保守及研究样本数量有关。Grant 等人[30]认为高单倍型多样性和高核苷酸多样性可能是物种中存在两个分化的亚种或相互独立的种群发生了两次接触形成的,或者是种群呈现出稳定、发展壮大的模式且未经历瓶颈效应或种群扩张所致。结合中国细鳞鯻种群动态,认为其遗传多样性高一方面可能是由 3 个谱系造成,另一方面可能与种群所处环境不均一性或种群生活生理特性有关[31-32]。物种的生理和生活习性是该物种在特定生态环境下经过长期的自然选择、进化的结果,表现出该物种对环境的适应性[33]。通常认为,遗传多样性较高则表明该物种对环境变化的适应能力较强[34];细鳞鯻广泛分布于南海、东海及台湾海峡,是一种对温盐适应能力较强、能生活于河口咸淡水环境中的鱼类,因此推测复杂多变的海洋环境及较强的生活生理特征成为细鳞鯻种群高遗传多样性的原因之一。

3.2　细鳞鯻的遗传分化

中国近海细鳞鯻群体间存在 3 个分化显著的谱系,这种分歧发生在 1.07 百万年—0.24 百万年前(即早-中更新世)。更新世时期出现冰期与间冰期交替的气候变化,从而对边缘海的面积和结构、生物的分布范围产生巨大的影响[35];冰期海平面的急剧下降使得边缘海之间出现陆桥导致海盆的生物群体产出隔离,促使近海鱼类谱系分化和物种形成[36-37]。但中国近海细鳞鯻没有明显的地理结构,究其原因则可能是细鳞鯻成鱼进入较深海域产卵,受精卵和孵化成的仔鱼均不具备游泳能力而随海流流动,幼鱼在内海港湾肥育,而成鱼则移向外海[1,3]。另外,中国沿岸流流向较为复杂(冬季从北到南流到转为夏季从南到北方向流动),黑潮的一

个分支流经巴士海峡进入南海成为南海暖流,后又经台湾海峡向东北流入东海[12,38](见图 1 洋流流向),使得南海、台湾海峡及东海之间的水体交换活跃,加上海洋开放的环境中屏障较少,因而不同地理群体的细鳞鯻其卵、幼体和成体均可随着洋流的运动进行自由扩散从而扩大分布范围,以致于地理距离相对较远的群体之间也能够进行基因交流。更新世冰期,西北太平洋大陆架形成很多隔离[39],隔离使得东海与南海间的细鳞鯻出现了分化,但由于没有足够长的时间积累变异,再加上冰期后海平面的上升使得海域再次相连而出现二次接触而形成这种谱系结构,这种情况与南海康氏马鲛(*Scomberomorus commerson*)[40]谱系分化的现象相似。

3.3 细鳞鯻种群历史动态

中性检验以及单倍型网络图显示中国近海细鳞鯻出现了种群扩张的情况。赵松龄等[41]认为在近 30 万年来,东海曾发生过 5 次海侵,海水向陆地侵入;曾从盛[42]认为在晚更新世时期,受气候的变化,闽东北沿海曾发生过 4 次海侵,但海侵的强度都不大,影响的范围较有限;海侵之后伴随的是持续上万至数千年时间的海退,海水退出本区域导致海平面大幅度升降波动。另外,伴随着更新世晚期气候变化导致的盐度、温度及洋流模式的改变等都可能导致细鳞鯻群体出现扩张。结合中国近海细鳞鯻高单倍型多样性和高核苷酸多样性的特征,可知细鳞鯻 3 个分支在 1.07 百万年—0.24 百万年前出现分化和隔离,细鳞鯻在 25.4 百万年—5.06 万年前(合并谱系 A 的扩张时间及中国近海细鳞鯻谱系扩张时间)出现种群扩张使得分化的谱系出现二次接触,谱系中的个体得以进行基因交流。这也解释了中国近海细鳞鯻在系统邻接树上出现了 3 个分化显著的谱系但谱系间不存在明显地理结构的情况。

参考文献(References):

[1] 朱元鼎, 张春霖, 成庆泰. 东海鱼类志. 北京: 科学出版社, 1963: 335-336.

[2] 王忠良, 黄建盛, 陈刚, 张健东, 刘诗亮. 野生细鳞鯻(*Therapon jarbua*)肌肉主要营养成分分析及评价. 广东海洋大学学报, 2013, 33(4): 1-6.

[3] 李忠炉. 北部湾口海域细鳞鯻渔业生物学特性及开发保护策略初步研究[D]. 湛江: 广东海洋大学, 2008.

[4] Liao X L, Yu X M, Tong J G. Genetic diversity of common carp from two largest Chinese lakes and the Yangtze River revealed by microsatellite markers. Hydrobiologia, 2006, 568(1): 445-453.

[5] 张健东, 宋蓓玲, 陈刚. 细鳞鯻年龄与生长的研究. 海洋科学, 2002, 26(7): 62-66.

[6] Krishnakumari L, Varshney P K, Gajbhiye S N, Govindan K, Nair V R. Toxicity of some metals on the fish *Therapon jarbua* (Forsskal, 1775). Indian Journal of Marine Sciences, 1983, 12(1): 64-66.

[7] 周佳怡, 章群, 唐优良, 余帆洋, 赵爽. 中国近海鯻科鱼类系统发育初探. 海洋渔业, 2010, 32(4): 351-355.

[8] Lavergne E, Calvè I, Meistertzheim A L, Charrier G, Zajonz U, Laroche J. Complex genetic structure of a euryhaline marine fish in temporarily open/closed estuaries from the wider Gulf of Aden. Marine Biology, 2014, 161(5): 1113-1126.

[9] Liu S Y V, Huang I H, Liu M Y, Lin H D, Wang F Y, Liao T Y. Genetic stock structure of *Terapon jarbua* in Taiwanese waters. Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science, 2015, 7(1): 464-473.

[10] Hebert P D N, Cywinska A, Ball S L, Dewaard J R. Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2003, 270(1512): 313-321.

[11] 张艳萍, 杜岩岩, 王太, 虎永彪, 娄忠玉, 焦文龙. 秦岭细鳞鲑群体遗传结构. 生态学报, 2014, 34(17): 4950-4956.

[12] 苏军虎, 张艳萍, 娄忠玉, 刘焕章, 焦文龙, 杨建宝, 魏彦明. 基于线粒体控制区序列的黄河上游厚唇裸重唇鱼种群遗传结构. 生态学报, 2012, 32(13): 4191-4198.

[13] 庆宁, 丘城锋, 廖伟群, 马天峰, 梁晓旭, 列金妮. 华南沿海西部美丽小条鳅基于线粒体控制区的种群遗传变异及亲缘地理格局.生态学报, 2010, 30(1): 258-264.

[14] 孙海平. 中国近海区域海洋. 北京: 海洋出版社, 2006: 97-98.

[15] Aljanabi S M, Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. Nucleic Acids Research, 1997, 25(22): 4692-4693.

[16] Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. Molecular Biology and Evolution, 2013, 30(12): 2725-2729.

[17] Librado P, Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. Bioinformatics, 2009, 25(11): 1451-1452.

[18] Bandelt H J, Forster P, Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Molecular Biology and Evolution, 1999, 16(1): 37-48.

[19] Excoffier L, Lischer H E L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. Molecular Ecology Resources, 2010, 10(3): 564-567.

[20] Nei M, Tajima F. DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases. Genetics, 1981, 97(1): 145-163.

[21] Shaklee J B, Tamaru C S, Waples R S. Speciation and evolution of marine fishes studied by the electrophoretic analysis of proteins. Pacific Science, 1982, 36(2): 141-157.

[22] Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. Evolution, 1965, 19(3): 395-420.

[23] 郜星晨, 章群, 薛丹, 宫亚运, 曹艳, 韩博平. 基于线粒体控制区部分序列的南海大斑石鲈遗传多样性分析. 海洋科学, 2016, 40(7): 41-45.

[24] Fu Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. Genetics, 1997, 147(2): 915-925.

[25] Bonin A, Nicole F, Pompanon F, Miaud C, Taberlet P. Population adaptive index: a new method to help measure intraspecific genetic diversity and prioritize populations for conservation. Conservation Biology, 2007, 21(3): 697-708.

[26] 刘明月. 不同海域中国花鲈遗传多样性的研究及营养成分分析[D]. 南京: 南京师范大学, 2010.

[27] 曹艳, 章群, 宫亚运, 吕金磊, 杨喜书. 基于线粒体 COI 序列的中国沿海蓝点马鲛遗传多样性. 海洋渔业, 2015, 37(6): 485-493.

[28] 赵爽, 章群, 乐小亮, 彭博, 许忠能, 韦桂峰, 李贵生. 中国近海 5 个黑鲷地理群体的遗传变异. 海洋科学, 2010, 34(2): 75-79.

[29] 乐小亮, 章群, 赵爽, 范凤娟. 中国近海真鲷遗传变异的线粒体控制区序列分析. 广东农业科学, 2010, 37(2): 136-139.

[30] Grant W A S, Bowen B W. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. Journal of Heredity, 1998, 89(5): 415-426.

[31] Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. New York: Columbia University Press, 1987: 92-145.

[32] 张丽艳, 苏永全, 王航俊, 王军. 台湾海峡鲐鱼种群遗传结构. 生态学报, 2011, 31(23): 7097-7103.

[33] 陈迪. 长江刀鲚遗传多样性的细胞色素 b 基因序列分析[D]. 广州: 暨南大学, 2006.

[34] Markert J A, Champlin D M, Gutjahr-Gobell R, Grear J S, Kuhn A, McGreevy T J Jr, Roth A, Bagley M J, Nacci D E. Population genetic diversity and fitness in multiple environments[J]. BMC Evolutionary Biology, 2010, 10(1): 205.

[35] Dynesius M, Jansson R. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97(16): 9115-9120.

[36] Tang W X, Lshimatsu A, Fu C Z, Yin W, Li G, Chen H, Wu Q H, Li B. Cryptic species and historical biogeography of eel gobies (Gobioidei: Odontamblyopus) along the Northwestern Pacific coast. Zoological Science, 2010, 27(1): 8-13.

[37] Kimura M. Paleogeography of the Ryukyu Islands. Tropics, 2000, 10(1): 5-24.

[38] 李立, 苏纪兰, 许建平. 南海的黑潮分离流环. 热带海洋, 1997, 16(2): 42-57.

[39] Wang P X. Response of Western Pacific marginal seas to glacial cycles: paleoceanographic and sedimentological features. Marine Geology, 1999, 156(1/4): 5-39.

[40] 曹艳, 章群, 宫亚运, 吕金磊, 杨喜书. 中国南海康氏马鲛线粒体 COI 序列遗传变异分析. 南方水产科学, 2016, 12(5): 53-60.

[41] 赵松龄, 秦蕴珊. 中国东部沿海近三十万年以来的海侵与海面变动. 中国第四纪研究, 1985, 6(2): 97-103.

[42] 曾从盛. 闽东北沿海晚第四纪海侵与海面变动. 福建师范大学学报: 自然科学版, 1997, 13(4): 94-101.